



Новости сайта

Библиотека

Интервью

Лекции

Словарь

In English



Новости этологии

Персоналии

Юмор

Видео

Разное

Форум

[Всё](#) | [Индивидуальное поведение](#) | [Общественное поведение](#) | [Общие теоретические основы этологии](#) | [Половое поведение](#)

[список статей](#)

НЕКОТОРЫЕ ЭТАПЫ ИНТЕГРАЦИИ В ФОРМИРОВАНИИ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

[Л.В. Крушинский](#)

[Обсуждение \[0\]](#)

Крупнейшим событием в изучении физиологии нервной системы за последние десятилетия явились установленные Павловым и его школой закономерности высшей нервной деятельности, лежащие в основе поведения человека и животных. Основным объектом, единицей исследования являлся при этом рефлекс. Изучение высшей нервной деятельности, проведенное Павловым, с неоспоримой убедительностью доказало идею Сеченова, что деятельность головного мозга в самых сложных своих проявлениях осуществляется по рефлекторному принципу. Основной акцент в исследованиях Павлова сделан, однако, не на изучении закономерностей поведения, а на изучении закономерностей механизма рефлекторной деятельности, лежащей в основе поведения.

Изучение закономерностей высшей нервной деятельности с ее элементарной единицей — рефлексом требовало специальных условий эксперимента. Основным требованием такого эксперимента являлось создание условий, в которых наиболее четко выступала бы рефлекторная деятельность нервной системы. Выбранный Павловым и использованный в качестве объекта исследования закономерностей высшей нервной деятельности слюнный рефлекс привел к необходимости выключения всего многообразия поведения животного. Последнее достигалось помещением животного в такие условия, в которых на него действовало минимальное количество внешних раздражителей и все многообразие его поведения угасало. Основным функциональным индикатором разыгрывающихся процессов нервной деятельности явился слюнный рефлекс. Открытые закономерности высшей нервной деятельности блестяще проиллюстрировали эффективность павловского метода. Установив основные закономерности высшей нервной деятельности, Павлов показал, что в основе сложных актов поведения животных (например, сторожевого акта поведения собак) лежат те же закономерности, которые были обнаружены при изучении слюнного рефлекса. Этим было показано, что открытые и изученные при помощи слюнного рефлекса закономерности высшей нервной деятельности являются универсальным механизмом нервной деятельности, лежащим в основе актов поведения.

Согласно схеме, предложенной Павловым, поведение животных складывается из безусловных рефлексов, сочетание которых дает сложное безусловно-рефлекторное поведение, и условных рефлексов. Такое строгое разделение рефлекторной деятельности на врожденную и индивидуально приобретенную было тем шагом, без которого невозможно изучение высшей нервной деятельности. Пищевой, половой, оборонительный, ориентировочный, материнский и некоторые другие рефлексы являются, согласно положению павловской школы, той врожденной основой, на которой строится все дальнейшее поведение. Это четкое выделение группы врожденных рефлексов было совершенно необходимым и оправданным при изучении закономерностей рефлекторной деятельности. Однако, когда мы переходим от изучения закономерностей рефлекторной деятельности нервной системы к изучению закономерностей поведения, там оказывается невозможным проводить такое четкое разделение актов поведения на условные и безусловные. Акты поведения оказываются в большинстве случаев результатом сложной интеграции условных и безусловных рефлексов, которые переплетаются в единый, целостный акт поведения. Последнее становится очевидным, как только исследователь переходит от изучения животного в камере и станке к более сложным условиям экспериментирования.

Когда собака, стоящая в станке, отдергивает лапу при ударе индукционным током, — это акт поведения, в основе которого лежит безусловный оборонительный рефлекс. Когда собака отдергивает лапу при вспыхивании лампочки, сочетавшемся с ударом электрического тока, — это акт поведения, в основе которого лежит условный оборонительный рефлекс. Однако, когда собака, происходящая от трусливых родителей или воспитанная в изолированных условиях, начинает проявлять пассивно-оборонительную реакцию (трусость) по отношению к незнакомому человеку — убегает, прячется или расплывается на земле, — перед нами более сложное поведение, чем выше описанные акты деятельности, в основе которых лежат условные и безусловные рефлексы. Помещение этого поведения в рубрику "условных" или "безусловных" рефлексов не является столь простым делом, как в предыдущих случаях. Основное затруднение сводится к следующему.

Изучая различные акты поведения собак, мы нашли, что сходное по конечному выражению поведение может обуславливаться различными причинами. В одних случаях определенный акт поведения формируется в результате индивидуального опыта животного; в других он может формироваться под ведущим влиянием врожденных факторов.

В большинстве случаев формирование отдельных актов поведения происходит в результате теснейшего переплетения врожденных и индивидуально приобретенных компонентов, не дающего возможности отнести их ни к группе условных, ни к группе безусловных рефлексов. Последнее ясно выступило при проведенном нами анализе путей формирования различных актов поведения у собак.

Пассивно-оборонительная реакция (трусость) у собак может возникать, как это было показано в опытах Выржиковского и Майорова (1933), в результате изолированного воспитания щенят. Щенки, воспитанные в изолированных условиях от всего многообразия внешнего мира, вырастая, оказывались

Поиск по сайту



Пишите нам: info@ethology.ru

FOLLOW ME ON [twitter](#)

Ошибка в тексте? Выдели ее мышкой! И нажми: + Powered by Orphus

Новости

Самки верветок оказались любительницами мужских драк [2016-12-22]

Семейные решения куликов оказались важнее суточных ритмов [2016-12-22]

Доминирование оказалось полезно для здоровья [2016-12-22]

Собаки помнят, что делают люди [2016-12-22]

У горилл впервые обнаружили групповую агрессию [2016-12-22]

Самцы мартышек научились не спорить с самками [2016-12-22]

Библиотека

Когда пригорает: «социологизаторы» против «биологизаторов» [2016-06-13]

«Женские секреты приматов» от Евгении Тимоновой. Насколько достоверна эта популярная передача? [2016-06-06]

Видео

Елена Гороховская: Введение в этологию человека [2016-11-03]

Косатки из дельфинария города Сан-Диего умеют ловить птиц на приманку [2016-03-05]

трусливыми собаками. Однако не только внешние условия, но и наследственная основа оказывает влияние при формировании пассивно-оборонительной реакции. Проведенные нами исследования (Крушинский, 1938, 1944, 1946) показали, что при скрещивании трусливых особей между собой подавляющее большинство потомков оказывается с пассивно-оборонительной реакцией. От скрещивания трусливых особей с нетрусливыми потомки оказываются как с пассивно-оборонительной реакцией, так и без нее. Потомки от нетрусливых особей в подавляющем большинстве оказываются нетрусливыми.

Казалось, что существуют два типа пассивно-оборонительной реакции у собак: врожденный и индивидуально приобретенный. Однако дальнейшие исследования

(Крушинский, 1946) показали, что едва ли можно говорить о параллелизме возникновения пассивно-оборонительной реакции у собак под влиянием врожденных и индивидуально приобретенных факторов.

Проведенные исследования показали, что пассивно-оборонительная реакция у собак, возникающая на наследственной основе, находится в теснейшей зависимости от изолированных условий воспитания щенят. Так, у собак различных пород, воспитанных в условиях изоляции, пассивно-оборонительная реакция проявляется с различной частотой и степень ее выражения различна.

Немецкие овчарки, воспитанные в условиях питомников (частичная изоляция), оказываются в подавляющем большинстве (87,5%) трусливыми. Степень их пассивно-оборонительной реакции чрезвычайно резко выражена. Эрдельтерьеры, воспитанные в тех же условиях, оказываются в гораздо меньшем проценте случаев трусливыми (41,5%); степень их пассивно-оборонительной реакции значительно менее резко выражена, чем у немецких овчарок.

Строго изолированные условия воспитания щенят, подобные тем, какие были в опытах Выржиковского и Майорова, могут вызывать, как показали наши исследования, резкое выражение пассивно-оборонительной реакции только у собак с определенной наследственностью. Несмотря на строго изолированные условия воспитания пяти щенят доberman-пинчеров (порода собак, среди которой особи с пассивно-оборонительной реакцией почти не встречаются), у них пассивно-оборонительная реакция проявилась в весьма незначительной степени.

Эти данные указывают, что формирование пассивно-оборонительной реакции происходит по взаимодействующей влиянию врожденных и внешних условий развития.

Анализ формирования активно-оборонительной реакции (злости, агрессивности) у собак показал большую роль генотипа (Крушинский, 1938, 1946). При скрещивании собак с активно-оборонительной реакцией между собой потомки оказываются в подавляющем большинстве случаев также злобными.

Потомки, полученные от скрещивания злобных собак с незлобными, оказываются как с активно-оборонительной реакцией, так и без нее. От скрещивания незлобных собак между собой все потомки в собранном нами материале оказались без активно-оборонительных реакций.

Но не только наследственность имеет значение в формировании данной реакции поведения собак. Несомненно, велика роль и внешних условий.

Проведенные нами исследования (Крушинский, 1946) показали, что изолированные условия воспитания щенят приводят к ослаблению имеющейся у них активно-оборонительной реакции. Для того чтобы последняя имела свое полное выражение, необходимо, чтобы собака имела возможность встречи с объектом нападения, тренировала бы свою реакцию агрессии.

Сходную же зависимость между влиянием наследственных и внешних факторов нам удалось обнаружить при анализе апортировочного поведения собак.

При соответствующем обучении у собак можно выработать индивидуально приобретенный навык схватывать и подносить брошенный или где-нибудь оставленный предмет. Этому поведению могут быть обучены все собаки.

Однако при обучении данному акту поведения, несомненно, велика роль специфических врожденных факторов.

Проведенные нами исследования (Крушинский, 1944) показали, что обучение 14 собак специальному приему апортировки происходило по-разному у отдельных особей. В то время как одни собаки обучались апортировке очень легко (для этого требовалось 10 — 12 занятий), другие особи не могли быть обучены этому в течение 50 занятий. Эти данные иллюстрируют большую изменчивость в быстрой выработке навыка.

На основании многолетних наблюдений большого числа собак в различных питомниках мы убедились, что встречаются особи, имеющие стремление без всякого предварительного обучения носить в зубах различные предметы. Поведение таких собак весьма характерно. Постоянно они держат в зубах какой-нибудь предмет. Предметы эти могут быть весьма разнообразны, начиная от соломины или стружки и кончая большими камнями или бачками для кормления собак. Поставленные скрещивания показали, что данная склонность к апортировке, несомненно, наследуется.

Сравнительное изучение быстроты обучаемости собак, обладающих склонностью к апортировке, с таковыми, не обладающими ею, показало, что собаки, обладающие данной склонностью, чрезвычайно быстро обучаются специфическими приемами дрессировки, связанными с апортировкой, по сравнению с собаками, не обладающими этой особенностью поведения. В то же время условные рефлексы, не связанные с апортировкой, вырабатываются у них с такой же быстротой, как и у нормальных собак.

Эти данные иллюстрируют, что апортировочный акт поведения собак формируется в результате теснейшего взаимодействия между врожденными и индивидуально приобретенными компонентами поведения. При этом в одних случаях это поведение может формироваться то под ведущим влиянием врожденных, то индивидуально приобретенных факторов.

Проведенный анализ формирования изученных актов поведения собак иллюстрирует, что каждый из них может обуславливаться различным сочетанием врожденных и индивидуально приобретенных компонентов поведения.

С одной стороны, каждый из них может формироваться под ведущим влиянием индивидуально приобретенного опыта. С другой стороны, совершенно сходное поведение может возникнуть под ведущим влиянием наследственности. Между этими крайними путями становления данных актов поведения находится непрерывный ряд переходов, в которых поведение формируется в результате теснейшего переплетения различных соотношений между врожденными и индивидуально приобретенными компонентами поведения.

Это указывает на то, что пути формирования одних и тех же актов поведения могут слагаться из совершенно различных соотношений индивидуально приобретенных и врожденных компонентов. Между актами поведения, формируемыми под ведущим влиянием врожденных и индивидуально приобретенных компонентов поведения, находится непрерывный ряд переходных ступеней с различным соотношением врожденных и индивидуально приобретенных рефлексов, не дающих возможности провести демаркационную линию между теми и другими.

Мы полагаем, что на основании сказанного выше могут быть сделаны следующие выводы.

Разное



Старые форумы

Общий | Специальный

Рекомендуем

Не в тему

1. Одни и те же акты поведения животных могут формироваться различным сочетанием условных и безусловных рефлексов, соотношение которых не оказывается при этом строго детерминированным.

2. Основные единицы высшей нервной деятельности — условные и безусловные рефлексы — оказываются недостаточными для характеристики актов поведения животных.

3. Акты поведения, которые могут формироваться при различном сочетании условных и безусловных рефлексов, имеющих в то же время сходное внешнее выражение, должны быть обозначены каким-то термином, чем условными или безусловными рефлексами. Мы называем их унитарными реакциями поведения (Крушинский, 1946).

Под последними мы понимаем единые, целостные акты поведения, в которых объединены, интегрированы условные и безусловные рефлексы.

Введением понятия унитарной [1] реакции поведения вся гамма сходных в своем выражении актов деятельности животных, каждый из которых формируется при различном сочетании условных и безусловных рефлексов, охватывается общим термином. Этим самым устраняется затруднение в классификации того уровня поведения, о котором мы говорим в терминах "условный" или "безусловный" рефлекс, оказывающихся недостаточными при этом.

Сказанное относится к формированию реакций поведения в онтогенезе животного. Пути его могут быть различными у разных особей. Но не только формирование, но и осуществление одной и той же реакции поведения у одной и той же особи происходит столь же различно.

Собака с наличием пассивно-оборонительной реакции, скрывающаяся от человека, хотя и выполняет данное действие по-разному, в зависимости от тех условий, в которых она находится (она может убежать, уплыть, забиться в угол и т.д.), тем не менее имеет характерный шаблон конечного исполнения данной реакции, строго направленный на то, чтобы скрыться от испугавшего ее объекта.

Собака с наличием активно-оборонительной реакции, бросающаяся на незнакомого человека, выполняет данное действие различно, сообразно с многими причинами, и имеет определенный шаблон конечного исполнения, направленный к тому, чтобы укунить объект нападения.

Собака, приносящая поноску или убитую дичь своему хозяину, хотя и выполняет данный акт поведения различно в зависимости от ряда условий, ее поведение имеет конечный шаблон — подноски предмета к своему хозяину.

Во всех этих случаях перед нами единое, целостное поведение животного, направленное на достижение определенного приспособительного результата.

Таким образом, следующей характерной чертой унитарной реакции поведения является ее направленность на выполнение одиночного акта поведения, имеющего разные пути своего осуществления и в то же время определенный шаблон своего конечного исполнения.

Основное отличие унитарных реакций поведения от рефлексов (как условных, так и безусловных) мы видим в следующем.

1. В то время как рефлекс — простейшая интегрированная функция нервной системы, унитарная реакция — простейшая интегрированная единица поведения.

2. В то время как условный рефлекс — временная нервная связь, а безусловный — постоянная, унитарная реакция представляет собой единый акт поведения, осуществляемый на основе теснейшего переплетения временных и постоянных связей нервной системы.

3. В то время как рефлекс выполняется шаблоном от самого начала и до самого конца своего действия, унитарная реакция поведения характеризуется только конечным шаблоном своего исполнения.

4. В то время как рефлексы могут осуществляться без участия высших отделов нервной системы, унитарная реакция поведения, как мы полагаем, осуществляется только при их участии.

Кратко унитарную реакцию можно определить как целостный акт поведения, формирующийся в результате интеграции условных и безусловных рефлексов, соотношение которых не оказывается при этом строго детерминированным. Этот акт поведения направлен на выполнение одиночного действия, которое при различных способах своего осуществления имеет определенный шаблон конечного исполнения.

Унитарная реакция поведения конструируется из различных рефлексов, могущих иметь разное соотношение врожденных и индивидуально приобретенных компонентов. Так, например, половую реакцию самца кролика удастся расчленить на более простые компоненты (Крушинский, 1947). При экстирпации всей эрегирующей ткани — пениса и уретры (мочевой пузырь подшивался прямо к коже живота) или их анестезии (при помощи новокаина) в поведении самца выпадает рефлекторный акт, приводящий непосредственно к спариванию. Такие самцы гоняются за самкой, делают на нее садку. Однако, вспрыгнув на самку, они не делают флуктуирующих движений, приводящих у нормальных самцов к спариванию. Реагирование на самку в виде акта поведения, направленного к тому, чтобы сделать на нее садку, сохранилось, рефлекторный акт, ведущий к самому спариванию, для которого необходимы, очевидно, периферические импульсы, посылаемые эрегирующей тканью пениса и уретры, выпал. Данная унитарная реакция поведения оказалась расчлененной на более простые компоненты. Несомненно, флуктуирующие движения должны иметь довольно простую безусловно рефлекторную природу. Что же касается садки на самку, то здесь, несомненно, большую роль играет условнорефлекторный компонент поведения. Последнее было ясно показано на быках Милоновым и Смирновым-Угрюмовым (1940).

Вопрос о соотношении индивидуально приобретенного и врожденного в формировании поведения неоднократно поднимается многими исследователями.

Наиболее четкое решение вопроса о соотношениях врожденного и индивидуально приобретенного для рефлекторного уровня нервной деятельности было установлено и сформулировано И. П. Павловым. Разделив рефлекторную деятельность животного на две принципиально различные группы — врожденных и индивидуально приобретенных рефлексов, Павлов установил закономерности формирования последних. При сочетании во времени индифферентного раздражителя с раздражителем, вызывающим безусловный рефлекс, этот индифферентный раздражитель начинает вызывать такой же эффект, какой вызывается безусловным раздражителем; индифферентный раздражитель заменяет тот раздражитель, который вызывает врожденную рефлекторную реакцию.

Установление закономерности формирования условного рефлекса и дальнейшее изучение при помощи условнорефлекторного метода динамических отношений основных физиологических процессов, лежащих в основе высшей нервной деятельности, проведенное павловской школой, не отвечает, однако, на вопрос о соотношении врожденных и индивидуально приобретенных компонентов в формировании поведения. В последние годы жизни Павлов (1935), однако, указывал на необходимость такого изучения. По его инициативе Выржиковским и Майоровым и была предпринята работа по изучению влияния различных условий воспитания на формирование поведения собак.

Вопрос о соотношении врожденного и индивидуально приобретенного в поведении ставился многими авторами, изучавшими поведение. Мы имеем в виду вопрос изменчивости инстинктов в результате

индивидуального опыта.

Этот вопрос был совершенно по-разному разрешен различными авторами.

Согласно мнению В. Вагнера (1913, 1925), К. Лоренца (Lorenz, 1935, 1937), инстинкты под влиянием индивидуального опыта не изменяются. Согласно мнению других авторов (Джеймс, 1902; Промптов, 1940, 1944, 1946; Васильев, 1941), инстинктивное поведение изменяется под влиянием индивидуального опыта. Инстинкты в течение индивидуальной жизни обрастают целым комплексом условных рефлексов: инстинктивное поведение у птиц есть взаимодействующая сложнейшего сочетания прирожденных и условнорефлекторных реакций (Промптов, 1944).

Современная американская школа зоопсихологов в лице Лешли (Lashley, 1938), Бича (Beach, 1937) и школы бихевиористов значительно ограничивает значение врожденного, инстинктивного поведения. Это четко выразил глава школы бихевиористов Уотсон. Бихевиорист не находит больше данных, которые подтверждали бы существование наследственных специальных способностей.

Крайней точки зрения по вопросу о взаимодействии между врожденным и индивидуально приобретенным в поведении придерживается Куо (Кио, 1932). Изучив поведение эмбрионов (птиц и млекопитающих), этот исследователь приходит к выводу, что обучение имеет огромное значение в формировании таких актов поведения, которые начинают проявляться с первых моментов рождения животного. Это обучение происходит еще в эмбриональном периоде. На основании своих экспериментов автор приходит к выводу, что инстинктивные врожденные реакции вообще отсутствуют.

Одну из основных причин существующего разногласия в вопросе о взаимодействии врожденного и индивидуально приобретенного в формировании актов поведения животных мы видим в том, что различные авторы изучали различные комплексы актов поведения, которые мы называли унитарными реакциями поведения, формирующимися при весьма различном удельном весе врожденных и индивидуально приобретенных компонентов. Характеризуя различные унитарные реакции как инстинкты, они делали и различные выводы о значении индивидуально приобретенного опыта в формировании последних.

Понятие унитарной реакции поведения указывает на существование различного соотношения и удельного веса врожденных и индивидуально приобретенных компонентов при формировании не только различных актов поведения животных, но даже одних и тех же. Введение этого понятия может устранить указанное противоречие во взглядах различных авторов.

Формулируя понятие унитарной реакции поведения, мы даем общую схему взаимоотношения между врожденным и индивидуально приобретенным в поведении животных (конечно, только для уровня рассматриваемого нами поведения). Наследуются, согласно этой схеме, не те или другие акты поведения животных, а лишь те безусловнорефлекторные компоненты, на базе которых при взаимодействии с индивидуально приобретенными рефлексами строятся те или другие акты поведения.

Акты поведения не могут быть ни врожденными, ни индивидуально приобретенными; таковыми могут быть только рефлексы: акты поведения формируются в течение индивидуальной жизни животного в результате теснейшего переплетения условных и безусловных рефлексов. В школе Павлова неоднократно поднимался вопрос о необходимости специальной характеристики тех категорий поведения, которые не укладываются в понятие условных и безусловных рефлексов. Еще в 1911 г. Цитович описал акты поведения, которые чрезвычайно легко формируются под влиянием индивидуального опыта, и назвал их натуральными условными рефлексами. В более общей форме этот вопрос был поставлен Анохиным; Анохин и сотр. (1937) в его гипотезе о "целостной функциональной системе" — координированном объединении различных нервных компонентов для выполнения какой-либо специфической функции. Одной из характерных сторон целостной функциональной системы является интеграция врожденных и индивидуально приобретенных компонентов. Приведенные высказывания представителей павловской школы свидетельствуют о давно возникшей необходимости введения особых понятий для характеристики актов поведения, не сводящихся только к условным и безусловным рефлексам. Однако ни натуральные рефлексы, ни целостные функциональные системы не идентичны с понятием унитарных реакций поведения. Натуральные рефлексы представляют собой промежуточную ступень между условными и безусловными рефлексами: унитарные же реакции являются результатом их интеграции. Целостные функциональные системы представляют собой более широкое физиологическое понятие, чем охарактеризованные нами единицы поведения, имеющие более специфически "поведенческое" значение.

Сформулировав понятие унитарной реакции поведения, мы полагаем, что нам удалось охарактеризовать элементарную единицу поведения, формирующуюся в результате интеграции отдельных рефлексов — условных и безусловных.

Возникает вопрос о дальнейшей ступени интеграции — об объединении отдельных унитарных реакций в построении более сложных уровней поведения.

Проведенный анализ показал, что более сложное поведение животных может быть расчленено на отдельные унитарные реакции поведения.

Возможность такого расчленения видна в следующем: во-первых, при дезинтеграции нормального поведения животного такие акты, которые мы обозначаем как унитарные реакции, сохраняются как целостные элементы поведения. Они перестают только быть связанными друг с другом, выступая в то же время как отдельные автономные реакций.

Во-вторых, при нарушении нормального адаптированного поведения животного (это происходит, например, при гибридизации) последнее происходит путем выпадения или, наоборот, проявления отдельных целостных актов — унитарных реакций поведения. Последние как в том, так и в другом случае выступают как целостные акты поведения, которые объединяются в сложное поведение, отвечающее основным фазам жизни животного, — биологические формы поведения.

Рассмотрим сказанное на примерах.

Бич (Beach, 1937), производя небольшие повреждения коры мозга у крыс, установил, что весь комплекс "материнского поведения" у них не уничтожается в результате операции. Однако он распадается на отдельные акты поведения. Единая целостная материнская форма поведения распадается, оказывается дезинтегрированной на отдельные автономные, не связанные друг с другом акты поведения.

Распад целостного поведения с выпадением отдельных унитарных реакций наблюдается в половой форме поведения птиц при спаривании гибридных особей. Лоренц (Lorenz, 1935) описывает случай такого выпадения отдельных реакций у одних особей и их проявления у других. Так, например, кряковая утка, спарившаяся с метисным селезнем (кряковая х домашняя утка), в период гнездового поиска не сопровождалась в ее полетах этим селезнем. У него данная реакция отсутствовала. Его заменял в этом кряковый селезень, оказавшийся без утки. Однако каждый раз, совершая поисковый полет, утка возвращалась и ходила со своим метисным селезнем. В данном случае целостная половая форма поведения крякового селезня оказалась нарушенной у метиса (выпала реакция поискового полета). В то же время поисковый полет

одиночной утки вызывал соответствующую реакцию у оставшегося без самки крякового селезня; половое поведение последнего проявлялось по отношению к утке только в виде одной реакции поискового полета.

Сходный пример приводится Лоренцом для гусей. Серая гусыня спарилась с американским гусаком. Однако во время насиживания около нее стоял "на страже" серый гусь, оказавшийся без самки. У американского гусака эта реакция отсутствовала. После вывода гусят она ходила сначала с американским гусаком, а затем, после исчезновения реакции заботы о потомстве у последнего, его опять заменил серый гусак, который стал заботиться о гусятах как о своих собственных.

В данном случае в половой форме поведения американского гусака выпали отдельные реакции, свойственные серым гусям. Однако самка без соответствующего партнера вызывала эти недостающие реакции американского гусака у гусака своего вида. Приведенные примеры иллюстрируют, что, во-первых, в половой форме поведения могут отсутствовать отдельные реакции и, во-вторых, что отдельные реакции могут проявляться независимо от всей половой формы поведения в целом.

Специально предпринятые нами эксперименты ясно показали возможность расчленения сложных биологических форм поведения на отдельные унитарные реакции поведения.

Оборонительная форма поведения у собак нередко выражается в своеобразной смене активно- и пассивно-оборонительных реакций. Собака бросается на незнакомого человека, но тут же поджимает хвост и отбегает, затем снова кидается на незнакомца, но обычно, не добежав до него, поворачивается и убегает и т.д. Возникает вопрос, что эта оборонительная многоактная форма поведения является чем-то целостным, нерасчлененным, или она может быть расчленена на отдельные унитарные реакции поведения?

Проведенный нами анализ (Крушинский, 1945) показал, что данное поведение собак формируется в результате сочетания активно- и пассивно-оборонительных реакций.

Во-первых, "злбно-трусливое" поведение собак наследуется не как нечто целое. Оно постоянно в своем наследовании "распадается" на активно- и пассивно-оборонительные реакции. При скрещивании "злбно-трусливых" собак между собой в потомстве, как правило, рождаются наряду с "злбно-трусливыми" особями собаки с одной активно- или пассивно-оборонительной реакцией. При скрещивании собак, обладающих активно-оборонительной реакцией, с трусливыми особями в потомстве оказывается, как правило, высокий процент "злбно-трусливых" собак.

Во-вторых, расчленение поведения "злбно-трусливых" собак на отдельные реакции нам удалось при помощи морфия. Морфий, инъецируемый в небольших дозах под кожу собаке, не оказывает влияния на пассивно-оборонительную реакцию, однако он приводит к ослаблению или полному угасанию активно-оборонительной реакции. Инъекция морфия "злбно-трусливым" собакам привела к исчезновению или значительному ослаблению в их поведении активно-оборонительного компонента поведения и сохранению пассивно-оборонительного. "Злбно-трусливые" собаки после инъекции морфия делают просто трусливыми.

Таким образом, в своем проявлении сложное, многогранное поведение "злбно-трусливых" собак расчленимо на отдельные унитарные реакции — активно- и пассивно-оборонительные.

Мы считали возможным (Крушинский, 1946) выделить следующие наиболее общие биологические формы поведения у животных: 1) пищевую, 2) оборонительную, 3) половую, 4) форму поведения, связанную с заботой о потомстве (родительская форма поведения), 5) форму поведения потомства по отношению к своим родителям.

Данные биологические формы поведения являются наиболее общими. Первые четыре присущи всем позвоночным животным и, очевидно, многим беспозвоночным. Пятая форма поведения является более ограниченной по своему распространению.

У представителей различных систематических категорий, помимо перечисленных выше наиболее общих форм поведения, встречаются и другие специфические биологические формы поведения.

У многих позвоночных животных существует целый комплекс унитарных реакций, строящих игровую форму поведения.

У многих видов птиц существует совершенно специфическая форма поведения, построенная из целого комплекса разнообразных реакций, связанная с перелетом. Бобры обладают поведением, связанным со сложным комплексом унитарных реакций, — строительная форма поведения.

У собак встречаются различные формы охотничьего поведения.

В качестве неперемного компонента почти всех форм поведения входит ориентировочная реакция.

За последнее время к сходным представлениям о наличии сложных биологических реакций поведения пришли некоторые исследователи. Рожанский (1946, 1947) приходит к выводу о существовании ряда "биологических рефлексов", представляющих собой комплексы более простых рефлексов. Их отличие от биологических форм поведения заключается в том, что они связаны специфически с подкорково-стволовой частью мозга, т.е. являются сложными комплексами безусловных рефлексов. Биологические же формы поведения включают в себя наряду с врожденными рефлексными целые комплексы индивидуально приобретенных компонентов, которые входят в построение унитарных реакций поведения, тех элементов, из которых строятся биологические формы поведения. Промптов (1948) говорит о "биокомплексах активности" птиц (например, о пищевом биокомплексе активности), являющихся единой системой движений, адаптивная целостность которой не исчерпывается рефлекторным механизмом составляющих ее частей. При этом врожденные и индивидуально приобретенные рефлексы оказываются объединенными в единые координированные цепи актов поведения. Мы полагаем, что между нашими "биологическими формами" поведения и "биокомплексами активности" Промптова принципиальной разницы нет. На основании разного материала и метода анализа мы пришли с ним к сходному представлению об этом этапе интеграции поведения животных.

Термин "биологические формы поведения животных" нам представляется более подходящим, чем термин "биокомплексы активности", потому что ряд унитарных реакций, формирующих эти категории поведения, характеризуется не активностью, а, наоборот, полной пассивностью животного. Например, важнейшим компонентом, входящим в материнскую форму поведения птицы, является реакция, связанная с насиживанием яиц и характеризующаяся полной пассивностью животного.

Различные унитарные реакции, проявляющиеся в виде затаивания (при виде врага, при подкарауливании добычи), формирующие соответствующие биологические формы поведения, характеризуются своей пассивностью и т.д. Термин "биокомплекс активности" подчеркивает необходимость определенной активности животного, и такие акты поведения, как названные выше, как будто выпадают из характеризуемого этим термином круга явлений.

Согласно нашему представлению, биологическое значение того, что сложные формы поведения животных конструируются из отдельных реакций, заключается в следующем.

Биологические формы поведения, имеющие широкое значение для каждого вида животных, оказываются адаптированными ко всему многообразию конкретных условий, в которых они живут, не в целом, а посредством отдельных унитарных реакций. При помощи этого достигается возможность в случае

изменений условий существования перестраивать не всю биологическую форму поведению в целом, а только ту ее часть, которая необходима для адаптации к новым конкретным условиям жизни. В противном случае каждое изменение условий существования приводило бы к необходимости переделки всей биологической формы поведения, что, несомненно, оказалось бы крайне биологически невыгодным. Дискретность биологических форм поведения имеет поэтому безусловную биологическую выгоду.

Однако биологическая форма поведения, конструируясь как результат интеграции отдельных унитарных реакций, не является простой суммой последних. Это видно из того, что сами унитарные реакции поведения проявляются в зависимости от той формы поведения, которая доминирует в данный момент в поведении животных.

Проиллюстрируем последнее примерами.

Бруль (Brull, 1937), исследуя поведение хищных птиц (соколов, ястребов), показал, что их поведение зависит от той территории, на которой в данный момент находится птица. Поведение птицы на "территории гнезда" (район вокруг гнезда) резко отличается от ее поведения на "территории добычи" (район, где она охотится). В районе гнезда птица не охотится. Около гнезда ястребов кормятся и гнездятся птицы, которых они не трогают. Однако за этими же самыми птицами ястребы охотятся вне района гнезда.

Согласно нашему представлению, в районе гнезда у птицы доминирует материнская форма поведения и поэтому раздражители, вызывающие обычно реакции, связанные с пищевой формой поведения, не оказывают влияния на птицу.

Сходным образом на появление "врага" ястреб реагирует совершенно различно, в зависимости от того, на какой территории он находится.

Если враг оказывается на территории добычи, ястреб от него улетает; в том случае если он появляется на территории гнезда в период выкармливания птенцов, птица производит предостерегающий полет, а в некоторых случаях производит даже нападение. В данном случае один и тот же раздражитель вызывает у птицы пассивно- или активно-оборонительную реакцию, в зависимости от того, на фоне какой биологической формы поведения он действует.

При доминировании материнской формы поведения, которая проявляется в поведении птицы вблизи гнезда с птенцами, те же раздражители, которые вызывают обычно пассивно-оборонительную реакцию, приводят теперь к проявлению активно-оборонительной.

Приведенные примеры иллюстрируют высказанное положение, что биологическая форма поведения, конструируясь как результат интеграции целого ряда унитарных реакций, обуславливает проявление или торможение последних.

Проявление биологической формы поведения связано, согласно нашему мнению, с появлением в центральной нервной системе определенного очага стойкого повышения возбудимости — доминанты, в том смысле, как ее понимал Ухтомский.

Рассматривая значение принципа доминанты, Ухтомский (1945) подчеркивал, что накапливающаяся длительная стационарная активность центров нервной системы, приводящая к снижению порогов возбудимости одних реакций и торможению других, является механизмом, обеспечивающим стабильность поведения животного соответственно основным биологическим фазам его жизни.

Биологическая форма поведения является внешним проявлением наличия определенного очага повышенной возбудимости в центральных отделах нервной системы, который приводит к возможности наиболее легкого возникновения одних унитарных реакций поведения и торможения других. Все эти унитарные реакции поведения, которые возникают на фоне такого очага возбудимости, конструируют соответствующую ему биологическую форму поведения. Однако сам очаг возбудимости обуславливает то, какие унитарные реакции могут проявиться в данный момент в поведении животного.

Обращаясь к причинам, лежащим в основе возникновения того или другого очага стойкого повышения возбудимости в центральной нервной системе, приводящего к проявлению определенной биологической формы поведения, необходимо указать на очевидную роль гуморальных факторов.

Так, например, половая форма поведения со всей совокупностью конструирующих ее унитарных реакций проявляется на фоне половых гормонов.

Пищевая форма поведения возникает в результате определенных гуморальных сдвигов в крови (голодной крови), несомненно создающих очаг стойкого повышения возбудимости в определенных отделах центральной нервной системы.

Материнская форма поведения как у птиц, так и у млекопитающих со всей совокупностью конструирующих ее унитарных реакций находится в зависимости от гормональных факторов (Cheni, 1927; Erhardt, 1929; Weisner, Sheard, 1933; Riddle, 1931, 1935; и др.).

Существенное значение в формировании птенцового поведения имеют, видимо, гормоны, на это настоятельно указывает Ю. Васильев (1941). Нарушение эндокринного баланса экстирпацией щитовидной железы приводит к длительному сохранению птенцового поведения.

Все эти данные с несомненностью указывают на то, что формирование биологических форм поведения осуществляется при теснейшем участии гормональных факторов.

В то же время едва ли возможно допустить, чтобы отдельные унитарные реакции формировались при участии специфических гормонов.

Только на фоне проявления биологических форм поведения гуморальные факторы оказывают свое влияние и на отдельные унитарные реакции поведения.

Таким образом, при конструировании биологических форм поведения из отдельных унитарных реакций происходит сложное взаимодействие части и целого. Отдельные унитарные реакции, конструируя биологическую форму поведения, находятся в то же время в своем проявлении в зависимости от последней. Все это дает нам право рассматривать биологические формы поведения не как суммы отдельных унитарных реакций, а как целостные, сложные уровни интеграции поведения.

Выделенные нами интегрированные уровни рефлекторной деятельности нервной системы и поведения животных облегчают рассмотрение некоторых сторон эволюции поведения.

Прежде всего остановимся на вопросе: почему унитарная реакция поведения, формируясь на основе различного, не строго детерминированного соотношения условных и безусловных рефлексов, может иметь в то же время сходное внешнее выражение и, варьируя в зависимости от условий, в которых она протекает, приводит к достижению одного и того же приспособительного результата.

Причину этого мы видим в естественном отборе, который привел в истории вида к формированию данных актов поведения.

Нам кажется бесспорным положение, что в борьбе за существование имеет значение не то, как выполняется тот или другой акт поведения, а то, что он дает в конечном счете для выживания той или другой особи.

Это является основной причиной того, что в эволюции сформировались в качестве элементов поведения реакции, направленные на исполнение определенных конкретных биологически полезных актов.

Являлись бы эти акты биологически полезными, если бы они имели строго детерминированный, твердо наследственно установленный шаблон своего выполнения от самого начала до самого конца? Безусловно, являлись бы. И с такими реакциями поведения мы широко встречаемся у низших представителей животного царства. Однако в условиях многообразной, постоянно меняющейся среды, очевидно, более полезны такие акты поведения, которые, имея конечный шаблон своего исполнения, протекают тем не менее не по строго определенным путям, а "с учетом" той обстановки, в которой находится животное. Последнее достигается в результате объединения в единой реакции не только безусловных, но также условных рефлексов, придающих "жизненную гибкость" унитарным реакциям поведения.

Животные получают возможность действовать в зависимости от тех конкретных условий, в которых они находятся. Теснейшее переплетение влияния внешних факторов и наследственных свойств организма, происходящее при формировании унитарных реакций поведения в результате интеграции условных и безусловных рефлексов, обуславливает то, что они оказываются хорошо адаптированными единицами поведения, отвечающими как требованиям внешней среды, так и всему "историческому опыту" предшествующих поколений.

Общая тенденция унитарных реакций поведения в эволюции направлена к возможности достижения их максимальной лабильности; к возможности разнообразия шаблонного акта поведения под влиянием личного опыта, приспособляющего каждое животное к тем разнообразным условиям, с которыми оно сталкивается в каждый момент своего существования. Наибольшее совершенство достигается путем создания специального аппарата нервной системы — коры головного мозга, — обеспечивающего возможность возникновения под влиянием индивидуального опыта разнообразнейших унитарных реакций поведения.

Основную сторону в процессе "наследственной фиксации" актов поведения мы видим в количественном изменении соотношения внешних и внутренних факторов в их формировании. В том случае, когда унитарная реакция поведения, возникающая под ведущим влиянием внешних факторов, оказывается из поколения в поколение биологически полезной, несомненно, начнется положительный отбор тех особей, у которых она формируется наиболее легко, т.е. тех, у которых она формируется при большем участии наследственных факторов. Увеличение удельного веса наследственных факторов поведет к тому, что данная унитарная реакция поведения начнет формироваться при малом участии индивидуального опыта животного, возникая в основном под ведущим влиянием врожденных, безусловно рефлекторных компонентов поведения. Акт поведения, формировавшийся при большом участии индивидуально приобретенных компонентов, начнет формироваться под ведущим влиянием врожденных компонентов.

Хорошим примером увеличения удельного веса врожденных факторов при формировании унитарной реакции поведения, имеющей селективное значение, является "экипажное поведение" у далматских собак. Эта порода собак обладает, как показали исследования Килер и Тримбл, наследственным стремлением бежать под экипажем.

Как указывают авторы, английские фермеры в течение нескольких столетий приучали собак этой породы бежать под экипажем. В результате современные далматские собаки обладают наследственным стремлением к выполнению данного акта поведения. Схематически процесс возникновения данной особенности поведения далматских собак нами представляется следующим образом. Первоначально этих собак приучали бежать под экипажем. Данная унитарная реакция поведения формировалась как обычный условный рефлекс, возникающий под ведущим влиянием индивидуального опыта собаки. Однако те особи, которые обучались данному акту поведения наиболее легко, подвергались селекции. В результате удельный вес врожденных факторов, способствующих выполнению "экипажного поведения" этих собак, увеличивался. Это привело к тому, что современные далматские собаки стали обладать наследственным стремлением бежать под экипажем без всякого предварительного обучения. Унитарная реакция бежать под экипажем, возникающая первоначально под ведущим влиянием индивидуального опыта, стала формироваться под ведущим влиянием наследственных факторов.

Введение понятия унитарной реакции поведения указывает, таким образом, на возможный путь эволюции врожденного поведения в направлении, проложенном индивидуально приобретенным опытом. Оба указанные нами пути эволюции рассматриваемого уровня — 1) общее увеличение удельного веса индивидуально приобретенных компонентов поведения в формировании актов поведения; 2) увеличение удельного веса врожденных компонентов при формировании тех актов поведения, шаблонное выполнение которых имеет биологическое значение во многих поколениях животных, — являются частными случаями более общей проблемы: эволюции соотношений врожденных и индивидуально приобретенных компонентов в формировании унитарных реакций поведения животных.

Унитарные реакции поведения и возможность эволюционирования соотношения между врожденными и индивидуально приобретенными компонентами в их формировании указывают на наличие непрерывных переходов между врожденным (инстинктивным) безусловно-рефлекторным и индивидуально приобретенным условнорефлекторным поведением. В большинстве случаев акт поведения представляет собой результат сложнейшей интеграции условных и безусловных рефлексов, который трудно отнести к группе врожденного или индивидуально приобретенного поведения.

Яркие примеры наличия непрерывных переходов между врожденным инстинктивным и индивидуально приобретенным поведением имеются в работах Лоренца.

Изучая формирование птенцового поведения, этот автор установил наличие теснейшего переплетения при этом врожденных и индивидуально приобретенных компонентов. Однако удельный вес и соотношение этих компонентов сильно меняются у различных видов птиц.

Реакция крякового утенка на свою мать оказывается наследственно зафиксированной. Кряковые утята, выведенные под мускусной уткой (*Corina moschata*), разбегаются от нее, будучи еще в гнезде. Однако выведенные под домашней уткой (ближайшей родственницей кряковой утки), они реагируют на нее как на свою мать (независимо от того, какой бы она ни была окраски).

Основным специфическим признаком кряковой утки, являющимся безусловно-рефлекторным раздражителем для ее утят, — это особая манера крякания, которое издает ведущая выводок утка. У домашней утки эта манера крякания сходна с кряковой уткой; у мускусной утки она иная.

Таким образом, можно сказать, что поведение крякового утенка по отношению к своей матери обуславливается в основном врожденными компонентами поведения.

Совершенно иначе обстоит дело с формированием поведения серого гусенка по отношению к своей матери, оказывающимся совершенно не специфичным. Выведенный под любой птицей, он "признает ее за мать". Но не только птица, но и любой движущийся предмет, попавший первым на глаза серому гусенку, воспринимается им как "мать".

А раз какой-нибудь предмет воспринят гусенком как "мать", он уже не обращает внимания на своих настоящих родителей. Между этими крайними случаями формирования поведения — в одном случае под ведущим влиянием наследственно обусловленной реакции на определенный специфический раздражитель, в данном случае под ведущим влиянием внешнего фактора — существует непрерывный количественный

переход, в котором наблюдается теснейшее переплетение врожденных и индивидуально приобретенных компонентов в формировании поведения животного.

Основной критерий врожденного поведения — это наличие готовых, врожденных реакций в ответ на определенные специфические раздражители; основной критерий индивидуально приобретенного поведения — это закономерно повторяющееся поведение в ответ на совершенно неспецифическое раздражение (сделавшееся таковым в результате индивидуального опыта животного). Оба эти критерия в применении к поведению животного должны быть поставлены под сомнение. Можно говорить о врожденных или индивидуально приобретенных рефлексах, но нельзя говорить о врожденном или индивидуально приобретенном поведении животного, являющемся всегда результатом сложной интеграции врожденных и индивидуально приобретенных рефлексов. Можно говорить лишь о поведении животного, сформировавшемся под большим или меньшим влиянием врожденных и приобретенных рефлексов. Между этими крайними путями формирования актов поведения животных лежит непрерывный ряд различных количественных переходов, обусловленных различным количественным соотношением между врожденным и индивидуально приобретенным рефлексом.

Развитое здесь представление о некоторых сторонах интеграции поведения животных, названных нами унитарными реакциями и биологическими формами поведения, иллюстрирует сложное динамическое соотношение между врожденными и индивидуально приобретенными компонентами, которое складывается при формировании поведения животных.

Закономерности рефлекторной деятельности переднего отдела мозга, столь блестяще изученные школой И. П. Павлова, должны явиться тем прочным фундаментом, который ляжет в основу изучения закономерностей поведения.

Важной задачей при этом является выделение элементарных единиц поведения. Сделанная нами попытка выделить такие единицы была продиктована необходимостью проводимого исследования. Оправдается ли она в дальнейшем, могут показать только будущие исследования.

Выводы

1. В павловской школе основным объектом, единицей исследования является рефлекс. Изучение высшей нервной деятельности, проведенное при помощи павловского метода, установило основные закономерности деятельности высших отделов нервной системы. Основной акцент в исследованиях Павлова сделан, однако не на изучении закономерностей поведения, а на изучении закономерностей механизма рефлекторной деятельности, лежащей в основе поведения. Поведение животных не может быть отождествлено с рефлекторной деятельностью высших отделов нервной системы.

При изучении поведения необходимо выделить и элементарную единицу поведения.

2. Изучение наследования и наследственного осуществления различных актов поведения у собак показало, что сходные по своему конечному выражению акты поведения могут обуславливаться различными причинами. В одних случаях определенный акт поведения формируется на основе наследственных свойств; в других случаях он может формироваться в результате индивидуального опыта животного. Это только в крайних случаях. В большинстве же случаев формирование отдельных актов поведения происходит в результате теснейшего переплетения врожденных и индивидуально приобретенных компонентов, не дающих возможности отнести их ни к группе условных, ни к группе безусловных рефлексов. Последнее ясно выступило при проведенном нами анализе формирования активно-оборонительного, пассивно-оборонительного и аппортировочного поведения собак.

3. Акты поведения, которые могут формироваться при различном сочетании условных и безусловных рефлексов, имеющих в то же время сходное внешнее выражение, должны быть обозначены каким-то иным термином, чем "условными" или "безусловными" рефлексами. Мы называем их унитарными реакциями поведения. Под последними понимаются единые, целостные акты поведения, в которых объединены, интегрированы условные и безусловные рефлексы. Унитарные реакции поведения рассматриваются нами как элементарные единицы поведения.

4. Унитарные реакции, объединяясь, конструируют более сложные этапы интеграции поведения, которые могут быть обозначены как биологические формы поведения. Под последними мы понимаем поведение, которое, будучи построено из отдельных унитарных реакций, связано с обеспечением основных жизненных отправлений организма. Соответственно этому выделяются следующие, наиболее общие биологические формы поведения животных: 1) пищевая, 2) оборонительная, 3) половая, 4) форма поведения, связанная с заботой о потомстве (родительская форма поведения), 5) форма поведения потомства по отношению к своим родителям. Данные формы поведения являются наиболее общими, присущими почти всем позвоночным животным. У представителей различных систематических категорий, помимо перечисленных, выше наиболее общих форм поведения, встречаются и другие специфические (биологические) формы поведения.

5. Биологические формы поведения, конструируясь как результат интеграции отдельных унитарных реакций, не являются простой суммой последних. Унитарные реакции поведения проявляются в зависимости от той формы поведения, которая доминирует в данный момент в поведении животного. Проявление биологических форм поведения связано с появлением в центральной нервной системе определенного очага стойкого повышения возбудимости — доминанты, в том смысле как ее понимал Ухтомский.

Все те унитарные реакции поведения, которые возникают на фоне такого очага возбудимости, конструируют соответствующую ему биологическую форму поведения. Однако сам очаг возбудимости обуславливает то, какие унитарные реакции могут проявляться в данный момент в поведении животного.

6. Общая тенденция эволюции унитарных реакций и биологических форм поведения в филогенетическом ряду направлена на увеличение удельного веса индивидуально приобретенных компонентов в их формировании. Этим достигается увеличение лабильности данных актов поведения и лучшее их приспособление ко всему многообразию внешних условий. Однако наряду с этой общей тенденцией наблюдается диаметрально противоположное явление — увеличение удельного веса врожденных факторов в формировании акта поведения. Это явление происходит в тех случаях, когда определенный акт поведения оказывается из поколения в поколение приспособленным к определенным, строго специфическим условиям внешней среды.

Инстинкт¹

Инстинкт, по представлению средневековых монахов и даже значительно позднее, понимался как бессознательное, внутреннее побуждение, целесообразность которого обусловлена божеством. Борьба материализма и идеализма в яркой форме отразилась на понятии инстинкта. Философы-материалисты XVIII в. (особенно Ламеттри и Кабанис), взяв материалистическую сторону учения Декарта о рефлекторном принципе действия нервной системы, объясняли инстинктивные влечения как результат определенных изменений, происходящих в той или другой системе организма.

Описание и научная характеристика инстинктивных актов поведения у животных дается в XVIII в. в работах Бюффона, Реомюра, Леруа, Альбрехта, Галлера, Реймаруса. Последний дает четкое для своего времени определение: все акты поведения, которые предшествуют индивидуальному опыту и исполняются животными одинаковым образом, должны быть рассматриваемы как инстинкт. В начале XIX в. Ламарк провозгласил идею зависимости поведения животных, их инстинкта и образа жизни от окружающих условий их обитания. Тем самым было выдвинуто материалистическое объяснение происхождения инстинкта от условий жизни животного. В первой половине прошлого столетия Фредерик Кювье производит уже эксперименты по изучению формирования сложных инстинктов у животных. Его известные опыты, посвященные "строительному" инстинкту бобров, не потеряли значения и до настоящего времени. Большой интерес для учения о поведении и инстинктивной деятельности животных имели взгляды К.Руллье. В самом начале 40-х годов он выступил против того, что инстинкт и психическая деятельность животных непознаваемы и не подлежат научному анализу. Основной подход к объяснению инстинктивной деятельности у Руллье — это вопрос о причинах, определяющих историческое развитие данной формы деятельности животных. Эту причину Руллье, так же как и Ламарк, видел в том образе жизни, в тех условиях существования, в которых на протяжении своей истории пребывал тот или другой вид.

Важным этапом в исследовании инстинктов явилось учение Дарвина. Дарвин дал ясное определение инстинкта: "Такой акт, который может быть выполнен нами лишь после некоторого опыта или одинаково многими особями без знания с их стороны цели, с которой он производится, обыкновенно называют инстинктом". Так же как и для морфологических признаков, направляющую причину развития инстинкта Дарвин видел в естественном (или искусственном) отборе наследственной изменчивости инстинктивных актов. Учение Дарвина внесло принципиально новое в вопрос о происхождении инстинктов. Дарвин указывал, что инстинкт животных отныне... "не нарочно дарованные или созданные инстинкты, а только следствие одного общего закона, обуславливающего развитие всех органических существ, именно размножения, изменения, переживания наиболее сильных и гибели слабых".

Дальнейшее изучение инстинкта пошло по двум основным руслам. С одной стороны, по линии детального изучения многообразия и адаптивного значения инстинкта у различных животных. Представителем этого направления работ за рубежом был Ллойд Морган, у нас — В. Вагнер. Вагнер собрал и обобщил большое количество фактов об инстинктах у животных и изучил изменчивость и адаптивное значение ряда инстинктов.

Другое направление в развитии учения об инстинкте связано с физиологией. И. П. Павлов с первых шагов объективного изучения высшей нервной деятельности разделил все рефлексы, лежащие в основе поведения животных, на две группы: условные и безусловные. Сложные безусловные рефлексы И. П. Павлов отождествлял с инстинктом. Основание для отождествления инстинкта с рефлексами он видел в следующем: во-первых, в невозможности провести резкую границу между инстинктом и рефлексами; во-вторых, в не меньшей сложности рефлексов по сравнению с инстинктом, поскольку рефлексы, как и инстинкт, образуют "многоэтажные" цепи, захватывающие весь организм, причем конец одного рефлекса возбуждает начало другого; в-третьих, отдельные звенья сложной цепи рефлексов, так же как и инстинкт, зависят от гуморального состояния организма и от взаимодействия друг с другом. На основании этого И. П. Павлов писал: "Таким образом, как рефлексы, так и инстинкты — закономерные реакции организма на определенные агенты, и поэтому нет надобности обозначить их разными словами. Имеет преимущество слово "рефлекс", потому что ему с самого начала придан строго научный смысл". И. П. Павлов выделил следующие основные рефлекторные (инстинктивные) реакции организма: 1) пищевые; 2) оборонительные; 3) половые; 4) ориентировочные; 5) родительские. Эти группы инстинктивных реакций являются общими для всех видов животных. Однако отдельные виды имеют специфические, характерные лишь для них инстинкты, например "строительные" инстинкты бобров, инстинкты миграции у перелетных птиц и др.

Несмотря на несомненную рефлекторную природу инстинкта, понятие инстинкта должно быть сохранено. Это диктуется тем, что эколого-физиологические исследования, проведенные за последние годы, с несомненностью указывают на то, что сложные рефлекторные акты поведения, которые обозначались как инстинкт, формируются не только из цепей безусловных рефлексов, но обязательными компонентами при их становлении являются условные, индивидуально приобретенные рефлексы. Установлено, что индивидуальный опыт животного, приобретенный в первые дни, часы и даже минуты жизни, может в чрезвычайно резкой форме отразиться на инстинктивном поведении животного в течение всей его последующей жизни. Так, например, детальное исследование биологической адаптации поведения воробьиных птиц, проведенное А. Н. Промптовым, показало, что обязательными компонентами столь важных инстинктивных актов поведения, как, например, строительство гнезд, характер пения самцов в брачный период и др., являются индивидуально приобретенные рефлексы. Бели птица не имела возможности в течение своей индивидуальной жизни приобрести двигательные навыки к манипулированию различными объектами (стручками, семенами, почками деревьев и т.д.), то и постройка самого гнезда оказывается малосовершенной. А некоторые виды птиц (например, канарейки) вообще не в состоянии нормально строить гнезда. Точно так же характер пения самцов многих видов птиц складывается в результате тесного взаимодействия врожденных и индивидуально приобретенных компонентов поведения. Птенец полевого жаворонка, воспитанный вместе с поющим самцом канарейки, по достижении половой зрелости хорошо копирует песни канарейки; но выкормыш, воспитанный в сообществе многих видов поющих птиц, в том числе и самцов своего вида, обязательно скопирует песню именно своего вида. Из этих примеров ясно видно, что врожденной основой инстинктивного поведения является определенная безусловнорефлекторная "канва", которая под влиянием индивидуального опыта приобретает то или другое конкретное выражение. Опираясь на свои эколого-физиологические исследования, А. Н. Промптов говорит о наличии у взрослых животных различных "бикомплексов активности", формирующихся в результате взаимодействия врожденных и индивидуально приобретенных компонентов поведения и характеризующих видовое поведение особей в определенные периоды их индивидуальной жизни. К аналогичным выводам пришел и Л. В. Крушинский, показавший, что формирование поведения животных осуществляется всегда в результате теснейшего взаимодействия врожденных и индивидуально приобретенных компонентов поведения. Комплексы врожденных и индивидуально приобретенных актов поведения Л. В. Крушинский определяет как унитарные

реакции, являющиеся едиными целостными актами поведения, в которых объединены, интегрированы условные и безусловные рефлексы.

Унитарные реакции конструируют более сложные уровни — биологические формы поведения, которые являются более высокими интегрированными формами инстинктивного поведения. Таким образом, инстинктивное поведение животных является всегда результатом взаимодействия врожденных и индивидуально приобретенных рефлексов.

Однако соотношение врожденных и индивидуально приобретенных рефлексов в различных актах инстинктивного поведения животного может быть весьма различным. Так, например, едва лишь вылупившиеся птенцы кряковых уток реагируют только на специфическое кряканье утки. Сходные звуки, издаваемые человеком, воспринимаются утятами так же, как сигналы матери. Очевидно, в этих случаях инстинктивная реакция на свою мать происходит под ведущим влиянием врожденных факторов. У других видов животных врожденной оказывается только безусловнорефлекторная "готовность" к быстрому установлению условнорефлекторной связи с определенными внешними раздражителями. Только что вылупившемуся птенцу серого гуся достаточно увидеть какой-либо движущийся объект, чтобы его дальнейшее поведение оказалось направленным только на данный объект как на свою мать. Поскольку в естественных условиях первым двигающимся объектом, который видит гусенок, является особь его вида, то и все его последующее инстинктивное стремление к этому раздражителю является адекватным.

Характерной чертой большинства инстинктов является приуроченность их к определенным возрастным или сезонным периодам. При этом проявление многих инстинктов коренным образом изменяет весь стереотип жизни животного. Миграционные, половые инстинкты, а также инстинкты размножения занимают определенные длительные периоды в жизни животных. В основе этого стационарного инстинктивного поведения, несомненно, лежит появление в центральной нервной системе стойких очагов повышенной возбудимости — доминанты.

Рассматривая значение принципа доминанты, А. А. Ухтомский подчеркивал, что накапливающаяся длительная стационарная активность центров нервной системы, обуславливая снижение порогов возбудимости одних реакций и торможение других, является механизмом, обеспечивающим стабильность поведения животного соответственно основным биологическим фазам его жизни. Обращаясь к причинам, лежащим в основе возникновения того или другого очага стойкого повышения возбудимости в центральной нервной системе, приводящего к проявлению определенного инстинкта, необходимо указать на очевидную роль при этом гуморальных факторов. Половые инстинкты со своей совокупностью характерных для каждого вида реакций реализуются на фоне повышенной активности половых желез. Родительские инстинкты млекопитающих и птиц обуславливаются определенными гормональными сдвигами, при которых существенную роль играет усиленная секреция передней долей гипофиза гормона пролактина. Существенную роль в формировании инстинктов птенцов играет щитовидная железа. Тиреоидэктомия птенцов приводит к длительному сохранению характерных для них инстинктивных актов поведения.

Имеется достаточно и других данных, свидетельствующих о том, что гормональные факторы являются очевидной причиной стационарных изменений возбудимости центральной нервной системы; эти изменения возбудимости и оказываются непосредственной причиной различной реактивности нервных центров, ответственных за развитие определенного инстинкта. Современные данные физиологии указывают на существование определенных нервных центров, в которых происходит замыкание дуг безусловных рефлексов, являющихся врожденными компонентами инстинктивных реакций и функциональное состояние которых имеет существеннейшее значение для осуществления того или другого инстинкта. Особенно большое значение в этом отношении имеет гипоталамическая область. Повреждение этого отдела промежуточного мозга приводит к серьезным нарушениям ряда инстинктивных актов. И наоборот, раздражение гипоталамуса слабым электрическим током посредством живленных электродов приводит к проявлению определенных инстинктов. Поиск пищи или воды, оборонительные инстинктивные действия при раздражении различных отделов гипоталамуса детально изучены Хессом, Н. А. Николаевой, Андерсоном и др.

Таким образом, инстинкты могут быть определены как сложные безусловные рефлексы, "обрастающие" условнорефлекторными компонентами в результате приспособления животных к конкретным для каждой особи условиям обитания. Стационарные изменения возбудимости (доминанта) нервных центров безусловнорефлекторных компонентов инстинкта определяют направление биологической адаптации организма в различные периоды его жизни. Основным критерием, отличающим инстинктивное поведение от неинстинктивного, является, таким образом, большой удельный вес безусловнорефлекторных компонентов по сравнению с условнорефлекторными в формировании данного типа поведения.

Развиваемое представление о физиологической природе инстинктов, вытекающее из современных данных, главным образом отечественных исследователей, объясняет ряд сторон инстинктивной деятельности животных. Прежде всего становится понятной поражающая на первый взгляд "целесообразность" инстинктивных актов поведения, так как она определяется не только результатом естественного отбора врожденных компонентов инстинкта в предшествующих поколениях, но и результатом индивидуального опыта каждой особи, приспособляющей свой врожденный шаблон поведения к конкретным условиям жизни.

В настоящее время в зарубежной литературе Лоренцом, Тинбергеном и др. развивается нерелекторное представление об инстинкте, в котором ведущее значение придается спонтанному повышению возбудимости центров нервной системы, определяющих целесообразный инстинктивный акт поведения. Внешние раздражители, в ответ на которые осуществляются определенные инстинктивные реакции, рассматриваются в качестве стимулов, устраняющих блоки с каналов, по которым происходит дренаж импульсов из возбужденных центров нервной системы. Если соответствующие раздражители отсутствуют, блоки оказываются прорванными повысившимся возбуждением нервного центра, и определенное инстинктивное поведение осуществляется "вхолостую". Это представление отрывает развитие инстинктов от внешних факторов среды и делает поведение животных индетерминированным. Между тем приводимые в пользу этого представления факты хорошо объяснимы с точки зрения сформулированного выше представления о рефлекторной природе инстинктов. Стационарное повышение возбудимости (доминанта) центров нервной системы, происходящее под влиянием гуморальных факторов, в соответствии с изменением физиологического состояния организма снижает порог раздражения нервной системы на те внешние раздражения, которые вызывают проявление инстинктивных реакций поведения. Слишком большое снижение порога раздражения неминуемо приведет к тому, что ряд неспецифических и слабо действующих раздражителей будут также вызывать инстинктивную реакцию поведения, могущую произвести впечатление "спонтанной". Однако на самом деле эта "спонтанность" инстинкта является не следствием прорванного блока, удерживающего импульсы возбуждения, а следствием действия раздражений, ранее бывших подпороговыми, на стационарно повышенно возбудимые нервные центры безусловнорефлекторных компонентов инстинкта.

Патология инстинкта проявляется во всевозможных нарушениях адаптивного значения этой формы поведения. Наиболее частым патологическим проявлением инстинкта является ослабление степени его выражения. Ослабление полового и родительского инстинкта постоянно встречается у домашних животных.

Частой причиной этой патологии является нарушение эндокринного баланса организма, однако это ослабление в ряде случаев обуславливается совершенно другими причинами. Так, например, описаны случаи, когда собаки, которые всю свою жизнь находились в постоянном общении со своим хозяином, после охоты проявляли родительский инстинкт по отношению к щенкам только в присутствии своего хозяина, но бросали их и следовали за хозяином, если последний отходил от щенков. В данном случае прочная условнорефлекторная стереотипия всего поведения собаки (установка на хозяина) нарушала ее родительский инстинкт. Гипертрофия инстинктивного поведения проявляется нередко в чрезмерном выражении какого-либо инстинкта, теряющего вследствие этого свое адаптивное значение. Так, например, у некоторых домашних животных (кошек, собак) гипертрофия родительского инстинкта выражается в том, что мать непрерывно чистит, лижет, переносит с места на место своих потомков, в связи с чем нередко оказывается причиной их гибели. Существенную роль в патологии инстинкта играет установление ненормальных связей в условнорефлекторных компонентах инстинктивного поведения. Например, если крошечные селезенки воспитываются уткой другого вида, то на следующий год их половой инстинкт проявляется не по отношению к уткам своего вида, а по отношению к уткам того вида, среди особей которого были воспитаны эти селезенки. То же наблюдается и с материнским инстинктом. Если паре молодых цихлидовых рыб (сем. окуневых) подложить икру чужого вида и они воспитают мальков, то они уже никогда не будут воспитывать мальков, вылупляющихся из собственной икры. Установление условнорефлекторной связи с мальками чужого вида нарушит на всю жизнь нормальное проявление их родительского инстинкта по отношению к собственному потомству. Эта форма патологии инстинктов является, очевидно, наиболее распространенной.

Вопрос об инстинкте у человека весьма сложен, так как его поведение определяется в основном социальными отношениями и инстинкты оказываются почти полностью заторможенными. Однако пищевой инстинкт (особенно в младенчестве), половой, родительский, оборонительный инстинкты (особенно при внезапной опасности) могут оказать существенное влияние на поведение человека.

В настоящее время в ряде зарубежных стран на Западе широкое распространение получили идеи Фрейда. Теория Фрейда, появившаяся в самом конце прошлого века, исходила из того, что основным фактором поведения человека являются инстинктивные влечения, среди которых на первое место выдвигается половой инстинкт. Конфликты, развивающиеся на почве полового инстинкта, являются, согласно учению Фрейда, основным источником неврозов. Фрейдисты, упуская ведущую роль социального фактора в поведении человека, уводят тем самым от основного источника конфликта со всеми его патологическими последствиями — от уродливых форм социальных отношений, подменяя их сексуальными отношениями на почве доминирования полового инстинкта.

В патологии человека при тяжелых нарушениях функции высших отделов мозга растормаживающиеся подкорково-стволовые образования приводят к проявлению ранее заторможенных рефлекторных реакций и примитивных инстинктов, примером чего может быть реакция агрессии после эпилептического припадка. При резко возбужденных состояниях центральной нервной системы (различного типа маниях) характер патологического возбуждения может выразиться в преобладании у больного того или другого инстинкта, придавая болезни определенную, характерную для данной личности окраску. Особенно существенную роль в направлении характера болезни играют обычно половые и оборонительные инстинкты. Патологические нарушения нормальных инстинктов у человека, особенно полового (проявляющегося во всевозможных извращениях), могут обуславливаться установлением ненормальных условнорефлекторных связей в индивидуально приобретенных компонентах. Б. В. Ганушкин четко указал на значение индивидуального опыта в происхождении гомосексуализма: "Совершенно несомненно, что, как правило, у большинства людей до наступления полной половой зрелости половое влечение отличается большой неустойчивостью, особенно в отношении цели и объекта влечения. Случайные впечатления, соблазны со стороны товарищей, наконец, прямое совращение со стороны пожилых гомосексуалистов фиксируют у еще не нашедшего себя в половом отношении неустойчивого, психопатического юноши ту форму удовлетворения полового влечения, в которой он испытывал свои первые, наиболее яркие половые переживания". Представление об инстинктах как о комплексе сложных безусловных рефлексов, развитие которых определяется индивидуально приобретенными компонентами поведения, указывает на значение правильного воспитания в формировании нормальных инстинктов у человека и поэтому может иметь практическое значение для врача.

Этология²

Основы этологии были заложены в XIX в. После первых экспериментов Сполдинга по изучению поведения животных Уитмен, тщательно наблюдая за поведением животных разных видов, указал, что многие инстинкты как врожденные реакции поведения являются настолько константными, что, подобно морфологическим структурам (органам), могут иметь таксономическое значение. Так, например, сосущие движения, которые производят голуби во время питья, являются одним из самых характерных признаков семейства голубиных. Существенным вкладом в развитие этологии явились исследования Хайнротта и Крейга (Craig, 1918). Хайнротт развивал учение о значении врожденных признаков поведения птиц (особенно утиных) для таксономической оценки вида. Крейг одним из первых указал, что поведение складывается не только из отдельных вызванных соответствующими раздражителями реакций, а направляется внутренними потребностями животных. Он подразделил инстинкты на влечения, требующие удовлетворения, и поисковое поведение с включением моторной активности и завершающего действия, которое осуществляется после того, как раздражитель найден. Совершение этого действия, по положению Крейга, приводит к снижению или полному прекращению влечения. Исследования и положения Хайнротта и Крейга в дальнейшем были уточнены и развиты главным образом Лоренцом (Lorenz, 1935, 1966) в Германии и Тинбергеном (Tinbergen, 1951), в Англии; школа развивалась в полемике с американской школой бихевиористов, которые старались объяснить все поведение животных приобретенными рефлексам, отрицая наличие врожденных факторов. Их представления оказались неправильными, но длительная борьба школ помогла их представителям уточнить и углубить знания о поведении животных. При этом этологи в значительной мере исходили из положения И. П. Павлова и его школы о разделении поведения на условные и безусловные реакции. В то время как павловская школа сосредоточила основное внимание на изучении условных рефлексов, этологи изучали главным образом биологическую целесообразность поведения и роль поведенческих актов в борьбе за выживаемость вида.

Полное описание наблюдаемого у отдельных видов набора движений с учетом тех ситуаций, в которых они проявляются, давало возможность для более точных экспериментальных исследований внутренних и внешних факторов, вызывающих эти движения. У многих видов, особенно в групповой и половой сферах поведения, наблюдаются устойчивые комплексные "церемонии" смирения, угрозы и т.д., которые проявляются строго стереотипно всеми членами данного вида, даже если они выросли в неволе и без

общения с особями своего вида. Хаксли описал "вежливую" передачу водяных растений при токе у чомги и дал подобному поведению наименование "ритуалов" или "ритуальных действий". Такие поведенческие реакции в дальнейшем изучались многими учеными: так, Лоренц и его ученик Вальш описывали токовые движения у речных уток. Особый интерес среди врожденных элементов поведения вызывали "замещающие" движения, по определению Тинбергена, которые обнаруживаются в конфликтных ситуациях. Например, если во время боя вспышка агрессии подавляется боязнью, а бегство, в свою очередь, тормозится агрессией, то в этих случаях часто наблюдаются замещающие действия. У многих видов замещающие движения проявляются с момента рождения и могут быть точно предсказаны наблюдателем. Так как они проявляются без адекватного индивидуального опыта, эти реакции поведения, несомненно, врожденные. Например, в конфликтной ситуации белый гусь осуществляет движения купания даже на земле; серый гусь в этих ситуациях отряхивается, петухи выполняют клевательные движения или "засыпают" в середине боя.

При осуществлении инстинктивных поведенческих реакций, помимо эффекторного выражения, большое значение имеет и специфика действующего раздражителя. Многие весьма сложные акты поведения "освобождаются" относительно простыми раздражителями без адекватного обучения. По выражению Тинбергена, эти раздражители подходят к поведению, как "ключ к замку". Этологами (Eibl-Eibesfeldt, 1963) было показано, что,

помимо врожденных навыков, существует и врожденное опознавание: животное, у которого отсутствует индивидуальный опыт, реагирует на специфические "ключевые" раздражители определенным поведением. Так, небольшая рыба колюшка реагирует на строго специфические признаки самца своего вида при защите территории своего гнезда. Основным раздражителем агрессии является красная окраска брюшка. Если на территорию гнезда поместить модель самца, у которого брюшко не окрашено в красный цвет, самец не будет реагировать на эту модель.

Однако чрезвычайно грубая шарообразная болванка с красным пятном внизу вызывает у него полное выражение агрессивной реакции (Tinbergen, 1951). Эти исследования объяснили наличие множества морфологических признаков у животных, биологическое значение которых до этого не было ясно. Если быстрая "правильная" реакция имеет биологическое значение для вида, то физиологические механизмы, лежащие в ее основе, будут, согласно мнению этологов, отбираться естественным отбором. Физиологические механизмы реакции бегства от врага при первом же его появлении сформировались в результате селекции. Появление врага сразу "высвобождает" эту реакцию в ее совершенном, законченном виде. Если бы животное обучалось этой реакции методом "проб и ошибок", то одна-единственная ошибка была бы уже губительной для него.

Исходя из положения Крейга о значении побуждающих стимулов в поведении животных, Тинберген (1974) высказал гипотезу об "иерархии инстинктов": повышение возбудимости мозговых центров, происходящее в определенные периоды жизни животных, может "разряжаться" при действии специфических внешних раздражителей или в результате слишком низкого порога их возбудимости. Разрядка центра "поискового" поведения при определенных гуморальных изменениях поведет к поиску пищи или самки. Нахождение специфических раздражителей поведет к "разрядке" центра, стоящего на более низком уровне "иерархии". В результате осуществляется определенная рефлекторная реакция, ведущая к овладению пищей или совокуплению с самкой. При этом, согласно мнению Крейга, одни центры поведенческих реакций могут быть подавлены другими. Например, голодная чайка в период полового возбуждения может прекратить ухаживание за своим половым партнером и начать поиск корма. В данном случае решающим стимулом поведения явится не наличие внешнего раздражителя (полового партнера), а соответствующая "зарядка" пищевого центра, т.е. внутренний стимул.

Если какой-либо центр является слишком сильно "заряженным", т.е. порог его возбудимости крайне низок, то поведенческая реакция может осуществиться "вхолостую". Примером этого может служить наблюдение Лоренца за выращенными в изолированных условиях скворцами, которые при отсутствии в помещении мух производили мнимую охоту за ними со всеми характерными деталями этого поведения. Это положение Лоренца и Тинбергена было в свое время встречено с большим недоверием. Однако если рассматривать описанные факты спонтанного проявления инстинктов под углом зрения физиологических механизмов функции нервной системы, то оно вполне согласуется с ними. Во-первых, как было показано Ухтомским, если в определенной группе нервных центров складывается стационарное возбуждение, которое обеспечивает снижение порогов возбуждения в отношении текущих импульсов, происходит облегчение для разрядов возбуждения в соответствующие эффекторы. Поэтому вполне допустимо, что доминантный очаг возбуждения, образовавшийся под влиянием гуморальных факторов в каком-либо безусловнорефлекторном центре, может давать разряды возбуждения на самые различные неспецифические раздражители. Несомненно, это один из возможных механизмов реакции "вхолостую" (Крушинский, 1960). В пользу такого представления говорят и опыты Хольста и Сен-Поль. Раздражая область ствола мозга у кур через вживленные электроды, авторы наблюдали в зависимости от места нахождения электродов или отдельные простые неизменяемые напряжением тока движения (клевание, поворачивание головы направо или налево, ухаживающие движения за отсутствующими самками и т.п.), или целостное протекание сложных поведенческих актов.

Выражение более сложных форм поведенческих реакций было часто менее константно, чем выражение выше перечисленных относительно простых поведенческих актов. Оно может зависеть от готовности животного к реакции, вызванной предшествующими раздражителями, напряжением тока и всей суммой окружающих животное раздражителей. Так, например, градуальное усиление раздражения одного из пунктов мозга вызывало следующую поведенческую реакцию: курица встает, оглядывается, с ясно выраженными симптомами испуга фиксированно смотрит в одну точку пространства, отодвигаясь от пугавшего ее пункта. При дальнейшем усилении раздражения симптомы испуга нарастают и курица с тревожным криком улетает. Подобное внешнее выражение напоминает реакцию испуга на приближающегося хищника. Раздражение другого пункта мозга вызывало реакцию агрессии. Однако полное выражение реакции зависело от наличия внешнего раздражителя. Например, при относительно небольшой интенсивности раздражения петух бросался на стоящее рядом с ним чучело хорька (на которое он до этого не реагировал). При большой интенсивности раздражителя реакция агрессии проявлялась на малоспецифический раздражитель, например сжатый кулак.

Существенно, что реакции поведения "вхолостую" могут быть вызваны введением определенных гормонов. Во время нерестового периода самец колюшки, плавая около входа в гнездо, производит постоянные "обмахивающие" движения плавниками вокруг отложенных яиц. Этим достигается постоянный приток свежей воды к икре. Введение тестостерона приводит к строительству гнезда. Введение пролактина в отсутствие гнезда и яйцекладки приводит у многих рыб к типично "обмахивающим" движениям плавниками.

Таким образом, определенные гормоны являются "пусковыми" механизмами специфических поведенческих реакций при отсутствии специфических внешних раздражителей. Подобные исследования

были проведены американским ученым Лерманом на голубях.

Одним из важнейших направлений этологии является проблема взаимоотношения врожденных и индивидуально приобретенных компонентов в формировании поведенческих актов, т.е. выяснение условий и механизма включения индивидуально приобретенных компонентов во врожденную "рамку" (Lorenz, 1965).

Исследования Айбля-Айбсфельда (Eibl-Eibesfeldt, 1963), посвященные анализу переплетения врожденных и приобретенных актов в формировании поведения млекопитающих, показали значение неспецифического индивидуального опыта в выполнении сложных комплексных актов поведения. Так, крысы, выращенные в изолированных условиях, в которых они не могли научиться манипулировать твердыми предметами, несмотря на то что обладали полным набором комплексных движений строительства гнезда, обычно были не в состоянии вначале строить его. Для этого им было необходимо научиться выполнять эти движения в биологически адекватной последовательности. Однако в некоторых случаях, когда последовательность выполняемых движений была адекватной, гнездо строилось сразу.

Большой интерес представляет проблема того "чувствительного периода", в который животное лучше всего "обучается". Эта проблема имеет существенное значение и для педагогики.

Этологами показано, что у многих видов животных в онтогенезе имеются определенные чувствительные периоды, во время которых они учатся реагировать на определенный, строго специфичный комплекс раздражителей. По прошествии этого периода животные уже не способны реагировать на данные (биологически адекватные) внешние факторы; они приспособливают свое поведение к тем внешним факторам, с которыми встречаются в чувствительный период онтогенеза. Это явление обозначено термином "запечатление" (нем. *Prägung, imprinting*). Явление запечатления было детально изучено (Lorenz, 1935, 1937; Hess 1959; и др.). Так, у кряковых утят образ матери запечатлевается в течение первых 48 ч. после вылупления. Если в течение этого периода утят не увидят утки, она будет вызывать у них пассивно-оборонительную реакцию; они убегают от нее. Чрезвычайно существенно, что если кряковые утята в течение первых 48 ч. жизни встретят вместо матери какой-нибудь движущийся предмет (размером не меньше спичечной коробки), то они начнут следовать за ним. Достаточно одной минуты пребывания в "обществе" такого предмета, чтобы утята "признали" его своей матерью и везде следовали за ним.

Согласно мнению этологов, запечатление отличается от условного рефлекса. Это различие проявляется в следующем. Во-первых, запечатление возможно только в течение короткого периода постнатальной жизни животного. Во-вторых, реакцию на запечатленный объект невозможно угасить; он запоминается на всю жизнь. Так, селезень мускусной поганки, воспитанный под кряковой уткой, в период полового созревания начал ухаживать за утками не своего вида, а за кряковыми. Это ухаживание за утками другого вида упорно продолжалось "запечатленным" селезнем, несмотря на то что кряковые утки относились к нему безразлично или даже агрессивно и не допускали его к спариванию. "Запечатленный" самец не обращал внимания на уток своего вида, которые проявляли по отношению к нему всю систему токовых движений и готовность спариваться. В-третьих, как показали опыты Хесса (Hess, 1959) на утках, при условно-рефлекторном обучении следы от новых условных связей сохранялись лучше, чем от старых. Наоборот, после запечатления новые связи если и образовывались, то оказывались весьма нестойкими. Так, "запечатленные" селезни кряковых уток, воспитанные под утками

других видов, при изолированном содержании с кряковыми утками в конце концов спаривались с ними. Однако стоило только поместить к такой "супружеской паре" утку того вида, на который был "запечатлен" кряковый селезень, как он сразу же обрывал свою "супружескую" жизнь с самкой своего вида и начинал вновь ухаживать за недоступными, но "идеальными" для него самками чужого вида. Наконец, некоторые фармакологические препараты, как, например, мепробамат (мепротан), не оказывают существенного влияния на выработку условных рефлексов, однако почти полностью устраняют эффект запечатления (Hess, 1959).

Запечатление не обязательно происходит в ювенильном периоде. Так, например, некоторые моногамные виды цихлидовых рыб запечатлевают образ своих потомков в течение первого сезона размножения (Noble, Curtis, 1939; Baerends, Baerends van Roon, 1950). Если молодой паре подкладывают яйца другого вида взамен их собственных, они будут ухаживать и охранять своих приемышей. Однако после этого никогда не воспитывают своих собственных потомков, убивая их в момент вылупления из икринок.


Очень существенны исследования, проводимые этологами по выяснению генетико-поведенческих механизмов, обеспечивающих изоляцию отдельных видов, живущих на одной и той же территории. Шутц обнаружил два таких механизма у некоторых видов уток. Оказалось, что механизм, препятствующий спариванию селезней с утками чужого вида, - это запечатление. Так как в естественных условиях утята всегда, как только вылупляются, водятся матерью своего вида, они оказываются запечатленными на уток своего вида и никогда не спариваются с утками других видов. У самок тех же видов Шутц наблюдал совершенно другой механизм, препятствующий межвидовому скрещиванию. Для их половой реакции не имеет значения то, под каким видом уток они воспитывались. Они реагируют безусловнорефлекторно на вторичные половые признаки селезней только своего вида. Так, кряковая утка, вылупившаяся и выращенная в семье довольно сходного с нею вида — шилохвостки, покидает в период полового созревания свою приемную семью и спаривается с кряковым селезнем.

Изучая в основном врожденные факторы поведения и их биологическое значение, этологи раскрыли неожиданное богатство разнообразно переплетенных друг с другом приспособительных механизмов у животных.

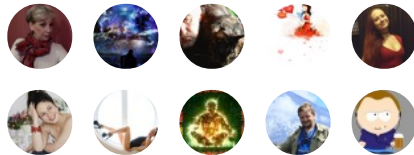
Однако в этологии уделяется еще слишком мало внимания физиологическим механизмам, лежащим в основе поведения. Несомненно, синтез этологических методов изучения с методом исследования морфофизиологических механизмов функции мозга окажется весьма перспективным.

1. БМЭ. 1969. Т. 11. Стр. 573-582.


2. БМЭ. 1969. Т. 10. Стр. 1142-1150.

**Ethology.Ru**

2,519 followers




Follow on VK

**Ethology.Ru**
2 132 нравится

Нравится Страница

Поделиться

Станьте первым из друзей, кому это понравилось.



Этология.Ру 2003-2012

РЕЙТИНГ	7317006	1176
mail.ru	386	564
	237	235

